AMAZONIANA	IX	4	559 – 580	Kiel, Juni 1986

Diversité de la faune scorpionique de la région amazonienne; centres d'endémisme; nouvel appui à la théorie des refuges forestiers du Pléistocène*

par

Wilson R. Lourenço

Dr. Wilson R. Lourenço, Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum National d'Histoire Naturelle, 61, rue de Buffon, F - 75231 Paris 5e, France.
(accepté pour la publication: avril 1986)

Diversity of the scorpion fauna from Amazonia; centres of endemism; new support for the theory of Pleistocene forest refuges

Abstract

It has long been accepted that Amazonia and the coastal Atlantic forest of Brazil were subject to long dry periods in the late Pleistocene and post-Pleistocene. These climatic changes reduced forest cover to limited areas, defined as forest-refuges. The previous evidence for this theory was based on studies of few groups of animals and plants (birds, lizards, insects, and woody plants). In this paper, new data are given to support the theory of Pleistocene forest refuges, using evidence from scorpion biogeography. Distribution patterns of Buthid and Chactid scorpions are analysed and discussed, and several centres of endemism are characterised in Amazonia and in the Atlantic forest. The refuges proposed here correspond closely to several of the refuge areas proposed by PRANCE and HAFFER, and to some of the areas proposed by BROWN Jr. & AB'SABER.

Keywords: **Scorpion, Amazonia, refuge, Pleistocene, biogeography.**

Resumo

Ja a vários anos é geralmente bem aceito que tanto a Amazônia como floresta Atlântica do Brasil, estiveram sujeitas a longos períodos sêcos durante o Pleistoceno e o pós-Pleistoceno. Essas mudanças climáticas reduziram a cobertura florestal à areas limitadas, definidas como refúgios de floresta ou de mata. Previamente, as evidências para a construção dessa teoria foram fundadas em estudos de alguns grupos zoológicos e botânicos (aves, lagertas, insêtos e plantas lenhosas). Neste trabalho novas evidências são fornecidas, apoiando a teoria dos refúgios florestais do Pleistoceno, usando dados referentes a biogeografia de escorpiões. Os modelos de distribuição de escorpiões das familias Buthidae e Chactidae são analisados e discutidos, e diversos centros de endemismo são caracterizados na Amazônia e na floresta Atlântica. Os refúgios propostos neste trabalho correspondem estreitamente com aqueles propostos por PRANCE e HAFFER, e com alguns dos refúgios propostos por BROWN & AB'SABER.

* Travail présenté au Xème Congrès International d'Arachnologie; Jaca; Espagne, septembre 1986.

0065-6755 / 1986 / 559 / © MPI für Limnologie, AG Tropenökologie, Plön; INPA, Manaus

Introduction

Depuis quelques années, plusieurs auteurs dans diverses branches de la zoologie, mais aussi de la botanique, ont examiné la très intéressante et complexe distribution des organismes en Amazonie, à la lumière de l'histoire des phases climatiques de la région.

Les résultats d'un ensemble de travaux concernant les oiseaux (HAFFER 1969, 1981), les Lezards (VANZOLINI 1970; VANZOLINI & WILLIAMS 1970), des Papillons Héliconidés (BROWN Jr. 1972; BROWN Jr. & MIELKE 1972) et des plantes ligneuses (PRANCE 1973, 1981), confortés par des résultats palynologiques (VAN DER HAMMEN 1972, 1974) et linguistiques (MEGGERS & EVANS 1973), suggèrent que l'ensemble de la région néotropicale a traversé, en alternance, des phases climatiques sèches et humides au cours du Pléistocène et du post-Pléistocène; ces cycles climatiques ont eu une profonde influence sur le phénomène de spéciation à cause de l'importante rétraction de la forêt au cours des périodes sèches.

L'étude des Arachnides n'avait apporté jusqu'à présent aucun appui à la théorie des refuges forestiers du Pléistocène. LOURENÇO (1985a) fournit une première contribution à la connaissance des modèles de différenciation et de distribution des Scorpions sud-américains, résultats élargis par la suite (LOURENÇO sous-presse-a). Finalement, dans un travail plus récent (LOURENÇO sous-presse-b) traitant de la vicariance biogéographique, un premier aperçu est donné sur les refuges du Pléistocène concernant les Scorpions sud-américains.

Les résultats exposés ci-dessous concernent les Scorpions des familles des Buthidae et des Chactidae. Divers éléments des deux familles dont le statut est douteux sont néanmoins négligés jusqu'à ce que leur position taxonomique soit redéfinie.

Les modèles de distribution chez lez Buthidae

a – Le genre *Ananteris*

Le genre *Ananteris*, groupe gondwanien, comporte à l'heure actuelle 15 espèces, 14 en Amérique du Sud et centrale et une en Afrique (LOURENÇO 1982, 1984c, 1985b, sous-presse-c).

Les espèces néotropicales habitent soit des milieux ouverts, soit des milieux forestiers. Plusieurs espèces présentent des populations endémiques sur de petites régions; ces centres d'endémisme coïncident avec un certain nombre de refuges forestiers du Pléistocène, postulés à partir d'études de HAFFER (1969, 1981) et de PRANCE (1973, 1981).

Dans la région guyano-amazonienne se trouvent 8 espèces (6 forestières), appartenant à ce genre (Fig. 1): 1 – *Ananteris dekeyseri* LOURENÇO, une espèce de la région de Manaus, isolée dans le refuge MANAUS. 2 – *A. pydanieli* LOURENÇO, espèce de la région de Manaus, et retrouvée jusqu'au sud-ouest de la Guyane française; cette espèce s'est probablement isolée dans le refuge TROMBETAS, avec une dispersion postérieure sur les régions de Manaus et de la Guyane. Une autre alternative serait l'isolement de la forme de Guyane dans le refuge W. GUIANA, avec la dispersion de la forme de Manaus uniquement, car il y a en effet peu de rapports entre les aires de Manaus et celles des Guyanes (PRANCE 1973). 3 – *A. coineaui* LOURENÇO, du centre-est de la Guyane française, isolée dans le refuge E. GUIANA.

4 – *A. venezuelensis* GONZALÉZ-SPONGA, de l'ouest du Venezuela, Etat de Bolivar, avec une faible pénétration en Guyana; cette espèce aurait pu être isolée dans le refuge IMATACA. 5 – *A. maranhensis* LOURENÇO, de l'ouest de l'Etat de Maranhao, aurait pu être isolé dans le refuge BELEM; cette espèce, *A. pydanieli* et probablement *A. franckei* LOURENÇO, espèce endémique d'Exu au Pernambuco, proviennent d'une souche commune (LOURENÇO 1982).

Ananteris mariaterezae LOURENÇO est une espèce des forêts sèches de "terra firme" (zones non inondables qui se trouvent dans les formations du type "Pantanal"; EITEN 1978), du Bananal. Les régions du type pantanal sont annuellement inondées et toutes les terres peu élevées restent alors immergées durant plusieurs mois. *A. mariaterezae* est voisine d'*A. mauryi* LOURENÇO, espèce endémique des forêts côtières du Pernambuco et du Rio Grande du Norte, au nord-est du Brésil. Les deux espèces se sont probablement trouvé isolées au cours de périodes sèches. *A. mauryi* se serait isolée dans le refuge PERNAMBUCO, et *A. mariaterezae* dans le refuge ARAGUAIA. Leur différenciation pourrait néanmoins remonter au tertiaire. Le refuge ARAGUAIA a une aire et une localisation variable selon les auteurs; ainsi (HAFFER (1969), VANZOLINI (1970) et PRANCE (1981) le proposent très réduit, tandis que BROWN Jr. & AB'SABER (1979) le présentent bien plus étendu. Si la différenciation d'*A. mariaterezae* a eu lieu dans le refuge ARAGUAIA, l'espèce aurait pu se disperser ultérieurement vers la zone du Pantanal du Mato Grosso, par les forêts-galeries. Une autre alternative serait l'isolement des deux populations actuelles dans les refuges ARAGUAIA & GUAPORE (sensu BROWN Jr. & AB'SABER 1979).

b – Le genre *Microtityus*

Le genre *Microtityus* comporte à présent 9 espèces reparties aux Antilles et au nord de l'Amérique du Sud. Les 4 espèces sud-américaines présentent des populations endémiques. L'analyse des affinités phylogénétiques (LOURENÇO & EICKSTEDT 1983) démontre que *M. biordi* GONZALÉZ-SPONGA, du nord du Venezuela et *M. vanzolinii* LOURENÇO & EICKSTEDT, de l'Amazonie brésilienne (Fig. 1) sont sans doute issues d'une souche commune; *M. biordi* se serait isolée dans le refuge RANCHO GRANDE et *M. vanzolinii*, dans le refuge IMERI. *M. joseantonioi*, espèce particulièrement différenciée morphologiquement, doit dater d'évènements plus anciens que ceux du Pléistocène. *M. rickyi*, endémique de Trinidad, s'est probablement différenciée sur le continent, dispersée par la suite sur Trinidad et a disparu du continent; sa différenciation pourrait être associée au refuge PARIA. Les espèces de *Microtityus* sont cependant trés cryptiques, et parmi les plus petits Scorpions existants; on peut donc espérer en trouver d'autres espèces dans la région amazonienne.

c – Le genre *Tityus*

Tityus, avec plus d'une centaine d'espèces, est le genre le plus important de la région néotropicale. Plusieurs espèces sont représentées dans la région amazonienne, et pour un certain nombre d'entre elles les modèles de distribution et de différenciation ont déjà été établis (LOURENÇO 1985a; sous-presse-a). Etant donné la complexité de ce genre, les espèces sont le plus souvent réunies dans des groupes plus ou moins naturels qui peuvent être étudiés de façon indépendante.

– **Le groupe** *Tityus clathratus* KOCH

Le groupe *Tityus clathratus* qui comprend des espèces de petite taille a été révisé par LOURENÇO (1984a).

D'après la répartition des espèces, *T. clathratus*, typiquement guyanaise, a une tendance polymorphe; au moins trois formes peuvent être décelées sur des centres d'endémisme et se seraient isolées dans les refuges E. GUIANA, RANCHO GRANDE et IMERI; une dispersion ultérieure aurait eu lieu sur les îles de Trinidad et Curaçao (Fig. 2).

Tityus parvulus KRAEPELIN, deuxième espèce du groupe, présente des formes endémiques peu différenciées en Colombie et à Panama, isolées fort probablement dans les refuges PANAMA-DARIEN, SANTA MARTA et MAGDALENA (sensu BROWN Jr. & AB'SABER 1979).

Tityus columbianus (THORELL) est une espèce endémique de la cordillera centrale en Colombie; elle se serait isolée dans le refuge NECHI (sensu BROWN Jr. & AB'SABER 1979).

Tityus bastosi LOURENÇO de l'ouest amazonien du Brésil jusqu'en Equateur présente une tendance au polymorphisme, mais les formes sont peu différenciées et se sont probablement isolées dans les refuges NAPO, SÃO PAULO DE OLIVENÇA, TEFE et E-PERU-ACRE.

Tityus silvestris POCOCK, espèce largement répartie, depuis la Guyane française jusqu'au Pérou, a une tendance polytypique (Figs. 3 à 14); les diverses formes, endémiques et très différenciées se seraient isolées dans les refuges E. GUIANA, BELEM, TROMBETAS, MANAUS. Les formes provenant des centres d'endémisme correspondant aux refuges NAPO, SÃO PAULO DE OLIVENÇA, TEFE, et E-PERU-ACRE sont peu différenciées, peut-être en raison de l'établissement de zones de contact lors d'une nouvelle expansion de la forêt.

– **Le groupe** *Tityus melanostictus* POCOCK

Le groupe *Tityus melanostictus* comporte a priori 6 espèces, réparties sur toute la région guyano-amazonienne et Colombie, sur des centres d'endémisme plus ou moins bien caractérisés (Fig. 15).

Tityus melanostictus POCOCK est trouvée au nord du Venezuela et dans l'île de Trinidad; cette espèce se serait isolée dans le refuge RANCHO GRANDE, et probablement dispersée ultérieurement sur l'île de Trinidad.

Tityus lancinii GONZALÉZ-SPONGA habite également le nord du Venezuela et présente la même répartition que *T. melanostictus*; les différences morphologiques entre les deux espèces sont faibles, et comme leur centre d'endémisme correspond dans les deux cas au refuge RANCHO GRANDE, la validité spécifique de *T. lancinii* est douteuse; il pourrait s'agir uniquement d'une forme de *T. melanostictus.*

Tityus engelkei POCOCK est une espèce endémique de la région de Santa Marta en Colombie et se serait isolée dans le refuge SANTA MARTA.

Tityus strandi WERNER, espèce répartie dans les Etats d'Amazonas, Para et Mato Grosso au Brésil, présente trois formes très peu différenciées qui se sont probablement isolées dans les refuges BELEM, ARIPUANA et TEFE; la nouvelle expansion de la forêt a établi de nouvelles zones de contact.

Tityus sp.; cette espèce de Manaus et Tefe, probablement nouvelle, est voisine de *T. strandi*, et se serait isolée dans le refuge MANAUS.

Tityus gasci LOURENÇO présente une très large répartition, depuis la Guyane française jusqu'au Pérou; l'espèce serait de tendance polymorphe, et les différentes formes sont distribuées en gradient (Figs. 16 à 21) sur des centres d'endémisme qui correspondent aux refuges E-GUIANA, TEFE, SÃO PAULO DE OLIVENÇA et NAPO. A l'est, entre Belém et Manaus, d'autres formes pourront sans doute être décélées à la faveur d'un meilleur échantillonnage.

– **Le groupe** *Tityus forcipula* (GERVAIS)

Le groupe *T. forcipula*, revu par LOURENÇO (1984b), comporte 7 espèces réparties sur l'ouest de l'Amazonie jusqu'en Colombie. Certaines de ces espèces sont endémiques sur des centres qui correspondent bien à des refuges postulés.

Tityus macrochirus POCOCK, espèce endémique de la cordillera centrale, se serait isolée, comme *T. columbianus*, dans le refuge NECHI.

Tityus fuhrmanni KRAEPELIN, espèce endémique d'Angelopolis, dans la cordillera centrale de Colombie, aurait pu s'isoler, comme *T. parvulus*, dans le refuge MAGDALENA.

Les deux formes peu différenciées de *Tityus festae* BORELLI, endémiques de Santa Marta et Darien, ont pu s'isoler dans les refuges SANTA MARTA et PANAMA-DARIEN.

Tityus pachyurus POCOCK et *Tityus metuendus* POCOCK, deux espèces très affines, habitent respectivement Panama-Colombie et le centre-ouest de l'Amazonie (LOURENÇO 1983b; LOURENÇO & MENDEZ 1984); *T. pachyurus* se serait isolée dans le refuge PANAMA-DARIEN et *T. metuendus*, fort probablement, dans le refuge MANAUS, puis de nouveau dispersée par suite de la réexpansion de la forêt. Cette espèce, ainsi que *Tityus cambridgei* POCOCK, de l'est de l'Amazonie, apparaissent comme des éléments a vagilité importante; l'existence de formes distinctes traduisant la variabilité des deux espèces n'a pas été constatée (LOURENÇO sous-presse-a) (Fig. 22).

– **Les centres d'endémisme de la côte brésilienne**

Tityus pusillus POCOCK, espèce endémique des forêts côtières du Pernambuco et *Tityus brazilae* LOURENÇO & EICKSTEDT, espèce endémique des forêts côtières de Bahia, sont associées à des espèces amazoniennes, à savoir *Tityus silvestris* et *Tityus cambridgei.* *T. pusillus* se serait isolée dans le refuge PERNAMBUCO et *T. brazilae*, dans le refuge BAHIA. *T. cambridgei*, dont la répartition est importante dans la région est-amazonienne et guyanaise, pourrait s'être isolée dans le refuge BELEM, et dispersée largement par la suite vers les Guyanes et la région de Trombetas; la vagilité de cette espèce est sûrement grande (ERWIN & ADIS 1982) (Fig. 22).

Les modeles de distribution chez les Chactidae

La situation des Chactidae est moins claire par manque de révisions; seuls les genres *Chactopsis, Brotheas* et *Broteochactas*, en partie, peuvent être traités. L'éclatement du genre *Broteochactas* proposé par GONZALÉZ-SPONGA (1978) en plusieurs genres: *Auyantepuia,*

Taurepania, Vachoniochactas et *Hadrurochactas* est aujourd'hui consideré comme non valable, et ces différents genres doivent être pris comme synonymes de *Broteochactas*. Cette position a déjà été préconisée par LOURENÇO (1983a), et *Auyantepuia* déjà mis en synonymie de *Broteochactas* par FRANCKE & BOOS (sous-presse). Les genres synonymisés seront tenus uniquement comme des groupes d'espèces, plutôt que comme des sous-genres.

a – La répartition des espèces du genre *Chactopsis*

Le genre *Chactopsis* exclusif à présent de l'ouest de la région amazonienne: Pérou, Brésil et Venezuela, se présentait jusque récemment comme un genre monotypique, avec une espèce peruvienne, *Chactopsis insignis* KRAEPELIN; cinq espèces sont aujourd'hui reconnues et l'aire de répartition du genre est étendue au Brésil et au Venezuela (LOURENÇO sous-presse-b; LOURENÇO & FRANCKE sous-presse) (Fig. 23).

La répartition actuelle des espèces est concordante avec des centres d'endémisme qui correspondent assez bien avec ceux de PRANCE (1981).

Chactopsis insignis est connue de trois stations au Pérou et semble s'être différencié dans le refuge NAPO.

Chactopsis barajuri GONZALÉZ-SPONGA est connue du l'est du Vénézuela et se serait isolée dans le refuge IMATACA.

Chactopsis anduzei GONZALÉZ-SPONGA, du sud du Vénézuela et du nord du Brésil, se serait différenciée dans le refuge IMERI. Une autre espèce de cette même région *C. sujirima* GONZALÉZ-SPONGA est bien distincte morphologiquement de *C. anduzei*; ces deux espèces ne sont sans doute pas d'une souche commune et leur différenciation doit correspondre à des évènements vicariants indépendants.

Chactopsis amazonicus LOURENÇO & FRANCKE habite la région de Manaus où elle est endémique. Cette espèce est voisine de *C. insignis*, les deux espèces proviendraient d'une souche commune. *C. amazonicus* se serait différenciée dans le refuge MANAUS.

b – Le genre *Brotheas*

Brotheas ainsi que *Broteochactas* sont des genres particulièrement cisandins. A présent sont prises en considération des espèces anciennes, bien caractérisées tant au plan taxonomique que géographique. GONZALÉZ-SPONGA (1978, 1984) a malheureusement créé un grand nombre d'espèces pour ces deux genres, et la vérification de leur statut est pour l'instant impossible.

Brotheas paraensis SIMON, espèce endémique de l'est de l'Etat du Para, se serait isolée dans le refuge BELEM.

Brotheas granulatus SIMON, *B. gervaisi* POCOCK et *B. gonzalezspongai* habitent la Guyane française (LOURENÇO 1983a), l'Amapa et une partie du Suriname; ces trois espèces se seraient isolées dans le refuge E-GUIANA, mais leur différenciation doit être bien plus ancienne et remonter au tertiaire.

Brotheas granimanus POCOCK, espèce habitant le Suriname, proche de *B. gonzalez-spongai*, se serait isolée dans le refuge W-GUIANA (Fig. 23).

c – Le genre *Broteochactas*

Dans le groupe d'espèces "Auyantepuia", 5 espèces peuvent être prises en considération: *Broteochactas scorzai* DAGERT, espèce endémique du l'est du Vénénuela, et qui se serait isolée dans le refuge IMATACA; *B. fravalae* (LOURENÇO), *B. gaillardi* (LOURENÇO) et *B. sissomi* (LOURENÇO) de la Guyane française se sont probablement isolées dans le refuge E-GUIANA, mais leur différenciation doit remonter au tertiaire. *Broteochactas parvulus* POCOCK de Santarém au Para, se serait isolée dans le refuge TROMBETAS.

Dans le groupe "Taurepania", deux espèces du l'est du Vénézuela sont présentes: *B. porosus* POCOCK et *B. vestigialis* (GONZALÉZ-SPONGA); ces deux espèces se seraient isolées dans le refuge IMATACA, mais leur différenciation est également plus ancienne, remontant probablement au tertiaire.

L'espèce *B. lasallei* (GONZALÉZ-SPONGA), du groupe "Vachoniochactas", endémique du l'est du Vénézuela, se serait isolée dans le refuge IMATACA.

L'espèce *B. schaumi* (KARSCH) du groupe "Hadrurochactas", répartie depuis la Guyane française jusqu'à l'est du Vénézuela, présente des formes peu différenciées qui auraient pu s'isoler dans les refuges E-GUIANA, W-GUIANA et IMATACA.

Dans le groupe *Broteochactas*, plusieurs espèces sont réparties sur des centres d'endémisme qui correspondent à des refuges postulés.

Broteochactas delicatus (KARSCH), espèce de la région guyannaise, se serait isolée dans le refuge W-GUIANA.

Broteochactas gollmeri (KARSCH), espèce du nord du Vénézuela, se serait isolée dans le refuge RANCHO GRANDE.

Broteochactas granosus POCOCK, du Guyana, se serait isolée dans le refuge IMATACA.

Broteochactas goujei VELLARD, espèce de la Serra dos Caiapos, sud de l'Etat du Para, se serait isolée dans le refuge TAPAJOS (Fig. 24).

Conclusions

Les études réalisées sur le thème des refuges sont limitées à quelques groupes zoologiques et botaniques, et les résultats ne sont pas toujours concordants. TATTERSALL (1981) remarque à propos des résultats de HAFFER (1981) que, si les refuges sont bâtis d'après l'identification de centres d'endémisme actuels, il est moins sûr que les centres d'endémisme reconnus soient les mêmes pour tous les groupes. La conclusion est donc que si les centres d'endémisme pour les différents groupes, à travers la biota dans son ensemble, ne sont pas concordants, la délimitation des refuges pose alors un problème.

Les résultats obtenus pour les Scorpions ne peuvent être considérés comme définitifs; ils restent d'autres groupes et certainement d'autres centres d'endémisme à caractériser. Les cas définis ici correspondent bien aux refuges (centres d'endémisme) de HAFFER (1969, 1981) et particulièrement à ceux de PRANCE (1973, 1981), avec de petites modifications dans leur extension. Dans le cas précis des refuges ARAGUAIA, MAGDALENA et NECHI, ce sont les délimitations proposées par BROWN Jr. & AB'SABER (1979) qui s'appliquent le mieux au cas des Scorpions (Fig. 25).

Si les refuges CHOCO, BENI et ESPIRITO SANTO de PRANCE (1981) ne concernent pas encore les Scorpions, cela doit être dû au manque de certaines études complémentaires; dans le cas du refuge ESPIRITO SANTO, une étude plus complète sur les Scorpions du genre *Thestylus* (Bothriuridae) pourrait amener à caractériser un centre d'endémisme plus au sud de la côte brésilienne.

Les disjonctions actuelles entre les formes endémiques de la forêt atlantique et celles d'Amazonie sont plus anciennes que le Pléistocène, comme l'affirme PRANCE (1981); des connections entre les deux forêts ont existé avant cette periode.

L'évolution et la différenciation des divers genres et des taxa supérieurs a sans doute eu lieu avant le Pléistocène, au moins pendant le tertiaire (MENGE 1869; SCHAWALLER 1979, 1982); quelques cas sont encore plus anciens, et datent même de la fragmentation de la Gondwanie (LOURENÇO 1985a, 1985b). Pour les Scorpions, si quelques cas de différenciation spécifique ont eu lieu au cours du Pléistocène, dans la plupart des cas, les refuges n'ont servi qu'à la survie des espèces (HAFFER 1981).

Plusieurs espèces de *Tityus*, en particulier *T. silvestris, T. gasci, T. bastosi* et *T. clathratus*, présentent de larges répartitions et des formes parfois très différentes (cas de *T. silvestris*) qui reflètent l'isolement de diverses populations dans des refuges au cours des périodes sèches; ceci est très concordant avec les résultats de PRANCE (1973) qui concernent *Tapura guianensis, Dichapetalum rugosum* et *Caryocar glabrum*.

Cette tendance au polymorphisme, voire au polytypisme, en tant que conséquence des cycles climatiques, s'avère être assez courante parmi les espèces de Scorpions amazoniens.

Travaux cités

BROWN, K. S. Jr. (1972): The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Pt. III. Ecology and biology of *Heliconius nattercri*, a key to primitive species near extinction and comments on the evolutionary development of *Heliconius* and *Eucides*.- Zoologica (N. Y. Zoological Society) **57**: 41 - 69.

BROWN, K. S. Jr. & A. N. AB'SABER (1979): Ice-age forest refuges and evolution in the neotropics: correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with moderns biological endemism.- Paleoclimas 5, IGEOG-USP: 1 - 30.

BROWN, K. S. Jr. & O. F. F. MIELKE (1972): The Heliconians of Brazil (Lepidoptera: Nymphalidae). Pt. II. Introduction and general comments, with a supplementary revision of the tribe.- Zoologica (N. Y. Zoological Society) **57**: 1 - 40.

EITEN, G. (1978): A sketch of the vegetation of central Brazil.- Res. Trab. II Congr. nac. Bot., Brasilia-Goiânia **1978**: 1 - 37.

ERWIN, T. L. & J. ADIS (1982): Amazonian inundation forests. Their role as short-term refuges and generators of species richness and taxon pulses.- In: G. T. PRANCE, (ed.): Biological diversification in the tropics. Columbia Univ. Pr., New York: 358 - 371.

FRANCKE, O. F. &J. O. BOOS (sous-presse): Chactidae (Scorpiones from Trinidad and Tobago.- J. Arachnol.

GONZALÉZ-SPONGA, M. A. (1978): Escorpiofauna de la région oriental del Estado Bolivar, Venezuela.- Ed. Roto-Impressos: 216 pp.

GONZALÉZ-SPONGA, M. A. (1984): Escorpiones de Venezuela.- Cuadernos Lagoven, Caracas: 126 pp.

HAFFER, J. (1969): Speciation in Amazonian forest birds.- Science (Washington, D. C.), **165** (3889): 131 - 137.

HAFFER, J. (1981): Aspects of neotropical bird speciation during the Cenozoic.- In: NELSON, G. & D. ROSEN (eds.): Vicariance biogeography. A critique.- Columbia Univ. Pr., New York: 371 - 394.

LOURENÇO, W. R. (1982): Révision du genre *Ananteris* THORELL, 1891 (Scorpiones, Buthidae) et description de six espèces nouvelles.- Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér. **4** sect. A (1 - 2): 119 - 151.

LOURENÇO, W. R. (1983a): La faune des Scorpions de Guyane française.- Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér. **5** sect. A (3): 771 - 808.

LOURENÇO, W. R. (1983b): Contribution à la connaissance du Scorpion amazonien *Tityus metuendus* POCOCK, 1897 (Buthidae).- Stud. Neotrop. Fauna Env. **18** (4): 185 - 193.

LOURENÇO, W. R. (1984a): Analyse taxonomique des Scorpions du groupe *Tityus clathratus* KOCH, 1845 (Scorpiones, Buthidae).- Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér. **6** sect. A (2): 349 - 360.

LOURENÇO, W. R. (1984b): Etude systématique de quelques espèces appartenant au complexe *Tityus forcipula* (GERVAIS, 1844) (Scorpiones, Buthidae).- Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér. **6** sect. A (3): 729 - 739.

LOURENÇO, W. R. (1984c): *Ananteris luciae*, nouvelle espèce de Scorpion de l'Amazonie brésilienne (Scorpiones, Buthidae).- J. Arachnol. **12** (3): 279 - 282.

LOURENÇO, W. R. (1985a): Essai d'interprétation de la distribution du genre *Opisthacanthus* (Arachnida, Scorpiones, Ischnuridae) dans les régions néotropicale et afrotropicale. Etude taxinomique, biogéographique, évolutive et écologique.- Thèse de Doctorat d'Etat, Université de Paris VI: 287 pp.

LOURENÇO, W. R. (1985b): Le véritable statut des genres *Ananteris* THORELL, 1891 et *Ananteroides* BORELLI, 1911 (Scorpiones: Buthidae).- Ann. Natal Mus. **26** (2): 407 - 416.

LOURENÇO, W. R. (sous-presse-a): Les modèles de distribution géographique de quelques groupes de Scorpions neotropicaux.- C. R. Soc. Biogeogr.

LOURENÇO, W. R. (sous-presse-b): La vicariance biogéographique: exemples chez les Scorpions néotropicaux.- Bull. d'Ecologie.

LOURENÇO, W. R. (sous-presse-c): Description d'une nouvelle espèce d'*Ananteris* collectée dans l'Etat de Maranhão, Brésil (Scorpiones, Buthidae).- Bol. Mus. par. E. Goeldi.

LOURENÇO, W. R. & V. R. D. EICKSTEDT (1983): Présence du genre *Microtityus* (Scorpiones, Buthidae) au Brésil. Description de *Microtityus vanzolinii* sp. n.- Rev. Arachnol. **5** (2): 65 - 72.

LOURENÇO, W. R. & O. F. FRANCKE (1986): A new species of *Chactopsis* from Brazil (Scorpiones, Chactidae).- Amazoniana **9** (4): 509 - 518.

LOURENÇO, W. R. & E. MENDÉZ (1984): Inventario preliminar sobre la fauna de escorpiones de Panama, con algunas consideraciones taxonomicas y biogeograficas.- Rev. Biol. Trop. **32** (1) 85 - 93.

MEGGERS, B. & C. EVANS (1973): A reconstituiçao da pré-historia amazônica. Algumas consideraçoes teoricas.- In: O museu Goeldi no Ano do Sesquicentenario.- Publ. Av. Mus. Pa. Emilio Goeldi, Belém **20**: 51 - 60.

MENGE, A. (1869): Über einen Scorpion und zwei Spinnen im Bernstein.- Schr. naturw. Ges. Danzig, N. S. **2**: 1 - 9.

PRANCE, G. T. (1973): Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobaldanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae.- Acta Amazonica **3** (3): 5 - 28.

PRANCE, G. T. (1981): Discussion In: NELSON, G. & D. ROSEN (eds.): Vicariance biogeography. A critique. Columbia Univ. Pr. New York: 395 - 405.

SCHAWALLER, W. (1979): Erstnachweis eines Skorpions in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Scorpionida).- Stuttgarter Beitr. Naturk. B **45**: 1 - 5.

SCHAWALLER, W. (1982): Zwei weitere Skorpione in Dominikanischem Bernstein (Stuttgarter Bernsteinsammlung: Arachnida, Scorpionida).- Stuttgarter Beitr. Naturk., B **82**: 1 - 14.

TATTERSALL, I. (1981): Discussion. In: NELSON, G. & D. ROSEN (eds.): Columbia Univ. Pr., New York: 406 - 410.

VAN DER HAMMEN, T. (1972): Changes in vegetation and climate in the Amazon basin and surrounding areas during the Pleistocene.- Geologia en Mijnbouw **51**: 641 - 643.

VAN DER HAMMEN, T. (1974): The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America.- J. Biogeogr. **1:** 3 - 26.
VANZOLINI, P. E. (1970): Zoologia sistematica, geografia e a origem das espécies.- Ser. Teses e Monogr. **3**, IGEOG-USP: 1 - 56.
VANZOLINI, P. E. & E. E. WILLIAMS (1970): South American Anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae).- Arq. Zool. S. Paulo **19:** 1 - 240.

Tableau I: Liste des espèces de Buthidae prises en consideration.

ESPECE	REPARTITION	LIEU D'ISOLEMENT
Ananteris dekeyseri Lourenço	Manaus	MANAUS
Ananteris pydanieli Lourenço	Manaus-Guyane	TROMBETAS, W-GUIANA
Ananteris coineaui Lourenço	Guyane	E-GUIANA
Ananteris venezuelensis G.-S.	ouest-Venezuela, Guyana	IMATACA
Ananteris maranhensis Lourenço	Maranhao	BELEM
Ananteris mariaterezae Lourenço	Ile-Bananal, Pantanal-MT	ARAGUAIA, GUAPORE
Ananteris mauryi Lourenço	Pernambuco-Rio G.do Norte	PERNAMBUCO
Microtityus biordi G.-S.	nord du Venezuela	RANCHO GRANDE
Microtityus vanzolinii Lour.-Eic.	Rio Negro-Amazonas	IMERI
Microtityus rickyi K.-W.	Trinidad	PARIA
Groupe <u>Tityus clathratus</u>		
Tityus clathratus Koch	région guyannaise (plusieurs formes)	E-GUIANA, RANCHO GRANDE, IME
Tityus parvulus Kraepelin	Colombie-Panama (plusieurs formes)	PANAMA-DARIEN, SANTA MARTA, MAGDALENA
Tityus columbianus (Thorell)	Cordillera-centrale, Colombie	NECHI
Tityus bastosi Lourenço	ouest de l'Amazonie (plusieurs formes)	NAPO, SAO PAULO DE OLIVENCA, TEFE, E-PERU-ACRE
Tityus silvestris Pocock	Guyane jusqu'au Pérou (polytypique)	E-GUIANA, BELEM, TROMBETAS, MANAUS, TEFE, SAO PAULO DE OLIVENCA, NAPO, E-PERU-ACRE
Groupe <u>Tityus melanostictus</u>		
Tityus melanostictus Pocock	nord-Venezuela, Trinidad	RANCHO GRANDE
Tityus engelkei Pocock	Santa Marta	SANTA MARTA
Tityus strandi Werner	Etat d'Amazonas, Para et Mato Grosso (trois formes)	MANAUS, TEFE, ARIPUANA
Tityus sp.	Manaus, Tefe	MANAUS
Tityus gasci	Guyane jusqu'au Pérou (polymorphe)	E-GUIANA, TEFE, SAO PAULO DE OLIVENCA, NAPO
Groupe <u>Tityus forcipula</u>		
Tityus macrochirus Pocock	Cordillera-centrale, Colombie	NECHI
Tityus fuhrmanni Kraepelin	Cordillera-centrale, Colombie	MAGDALENA
Tityus festae Borelli	Colombie-Panama (deux formes)	SANTA MARTA, PANAMA-DARIEN
Tityus pachyurus Pocock	Panama-Colombie	PANAMA-DARIEN
Tityus metuendus Pocock	ouest-amazonien	MANAUS
Tityus pusillus Pocock	Pernambuco	PERNAMBUCO
Tityus brazilae Lour.-Eic.	Bahia	BAHIA
Tityus cambridgei Pocock	Guyane, est-amazonien	BELEM

Tableau II: Liste des espèces de Chactidae prises en consideration.

ESPECE	REPARTITION	LIEU D'ISOLEMENT
Chactopsis insignis Kraepelin	Amazonie péruvienne	NAPO
Chactopsis barajuri G.-S.	l'est-Venezuela	IMATACA
Chactopsis anduzei G.-S.	sud-Venezuela, nord-Brésil	IMERI
Chactopsis amazonicus Lour.-Fran.	Manaus	MANAUS
Brotheas paraensis Simon	est-Para	BELEM
Brotheas granulatus Simon	Guyane, Amapa, Suriname	E-GUIANA
Brotheas gervaisi Pocock	Guyane, Amapa, Surinam	E-GUIANA
Brotheas gonzalezspongai Lourenço	Guyane	E-GUIANA
Brotheas granimanus Pocock	Suriname	W-GUIANA
Groupe "Auyantepuia"		
Broteochactas scorzai Dagert	est-Venezuela	IMATACA
Broteochactas fravalae (Lourenço)	Guyane	E-GUIANA
Broteochactas gaillardi (Lourenço)	Guyane	E-GUIANA
Broteochactas sissomi (Lourenço)	Guyane	E-GUIANA
Broteochactas parvulus Pocock	Santarém	TROMBETAS
Groupe "Taurepania"		
Broteochactas porosus Pocock	est-Venezuela	IMATACA
Broteochactas vestigialis G.-S.	est-Venezuela	IMATACA
Groupe "Vachoniochactas"		
Broteochactas lasallei G.-S.	est-Venezuela	IMATACA
Groupe "Hadrurochactas"		
Broteochactas schaumi (Karsch)	région guyannaise (plusieurs formes)	E-GUIANA, W.GUIANA, IMATACA
Groupe "Broteochactas"		
Broteochactas delicatus (Karsch)	région guyannaise	W-GUIANA
Broteochactas gollmeri (Karsch)	nord-Venezuela	RANCHO GRANDE
Broteochactas granosus Pocock	Guyana	IMATACA
Broteochactas goujei Vellard	Serra dos Caiapos-Para	TAPAJOS

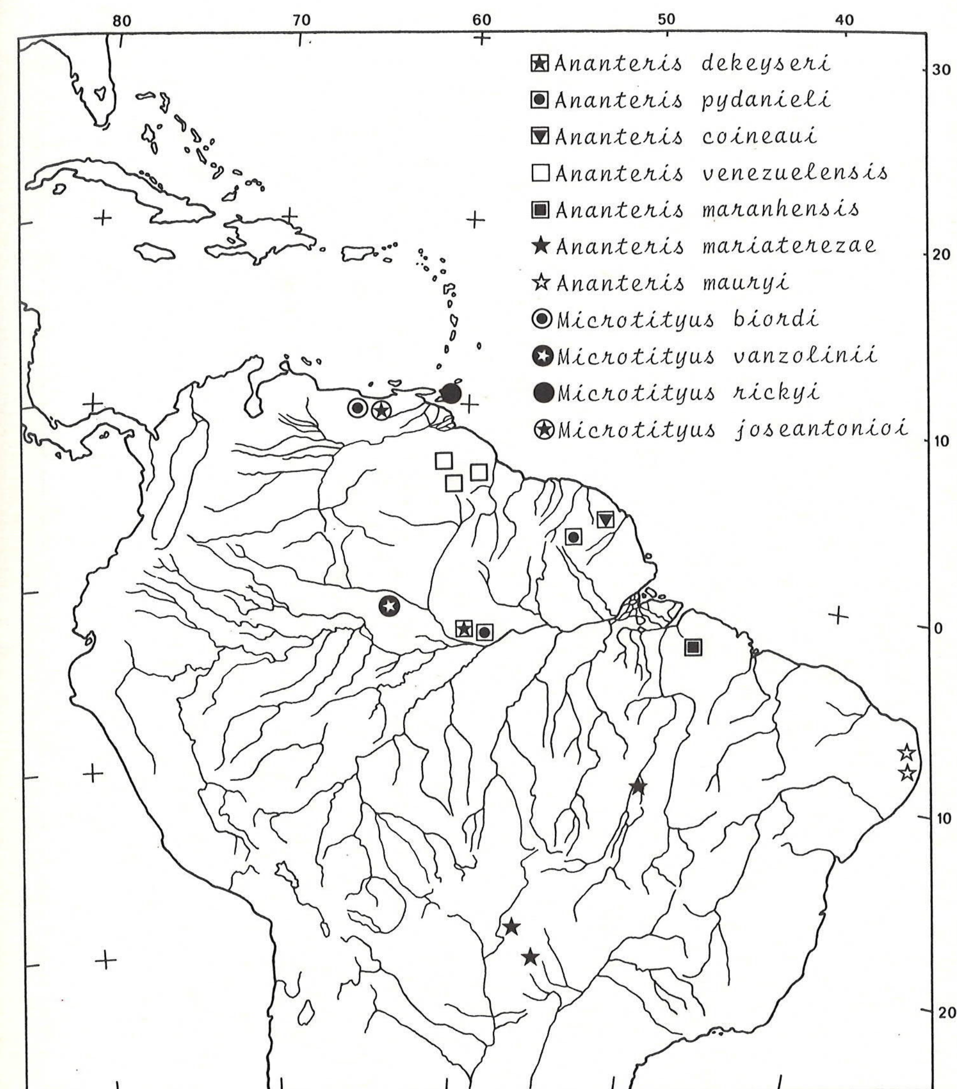


Fig. 1:
Distribution des espèces des genres *Ananteris* et *Microtityus.*

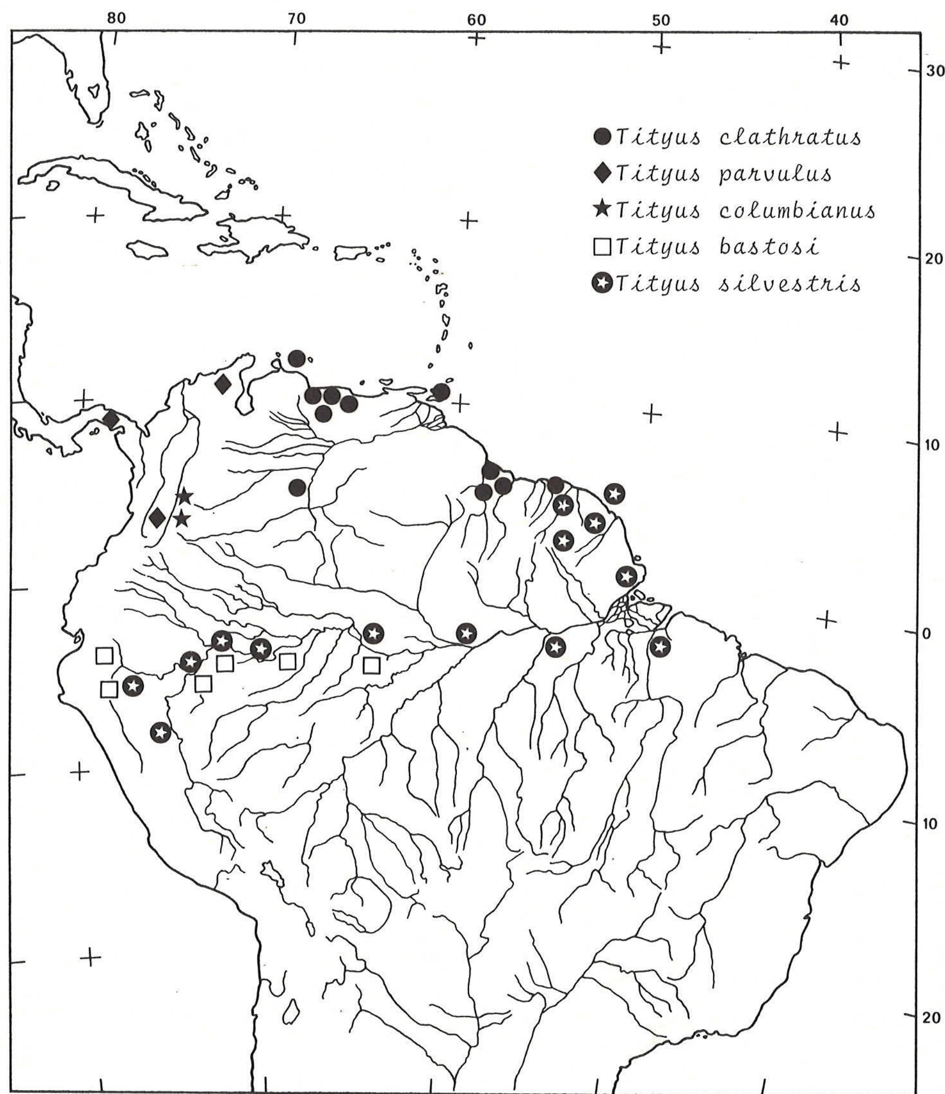
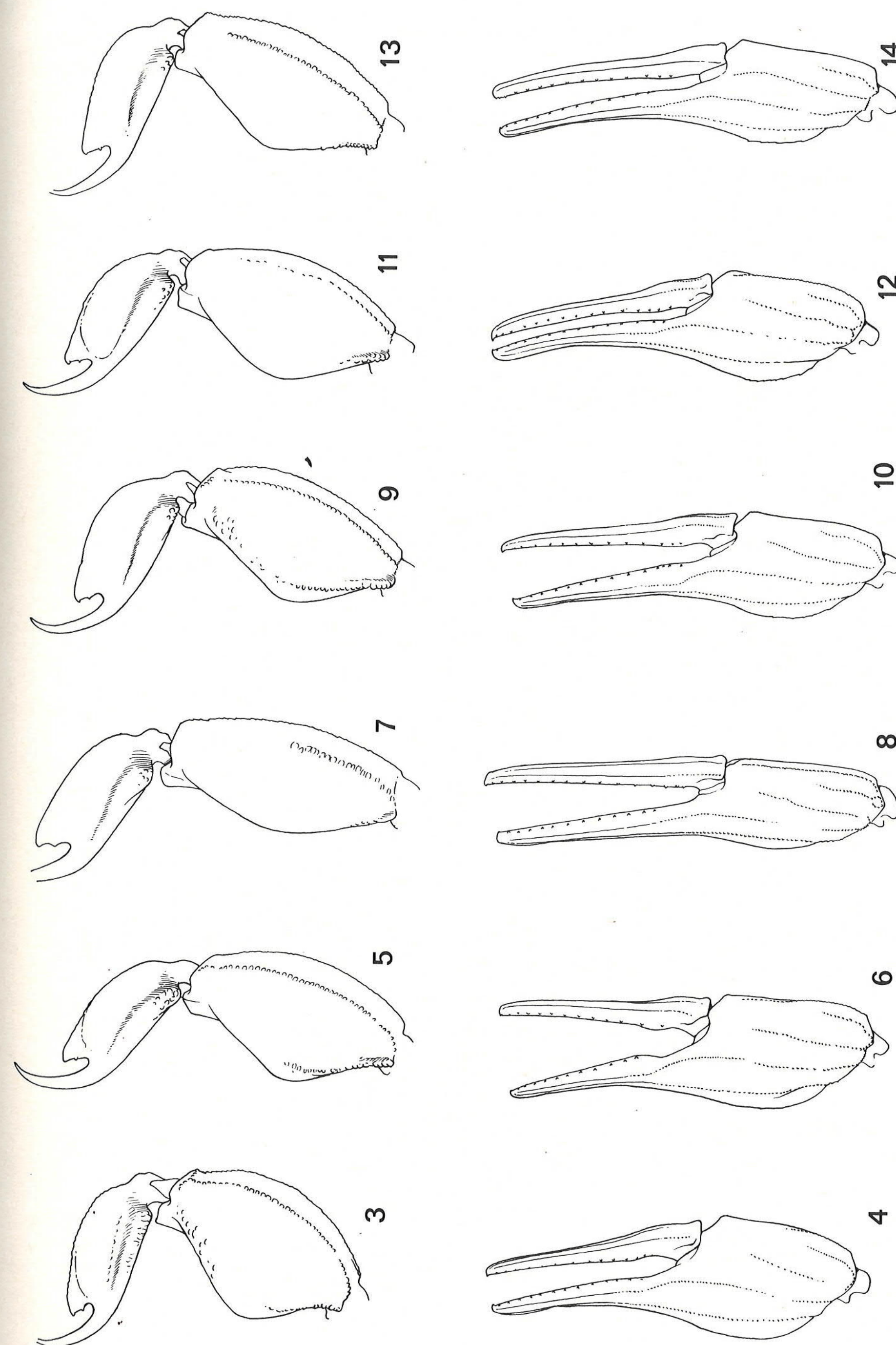


Fig. 2:
Distribution des espèces du groupe *Tityus clathratus.*



Figs. 3 à 14:
Variabilité des valeurs morphométriques des pinces et du cinquième anneau de la queue chez *Tityus silvestris* (mâles-adultes).
3 et 4: Exemplaire de la Guyane française. **5 et 6:** de Belém. **7 et 8:** de Santarém. **9 et 10:** de Manaus. **11 et 12:** Tarumã-Mirim. **13 et 14:** de Balbina.

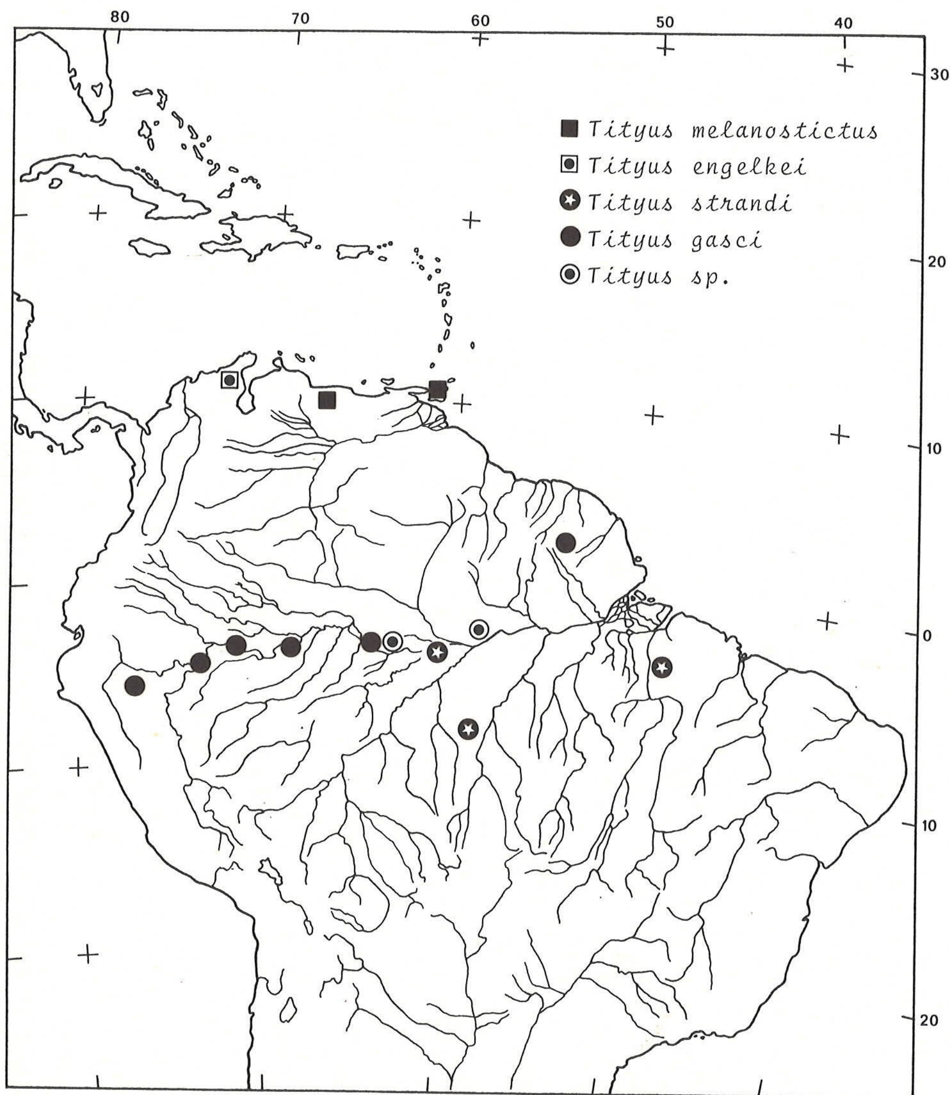


Fig. 15:
Distribution des espèces du groupe *Tityus melanostictus.*

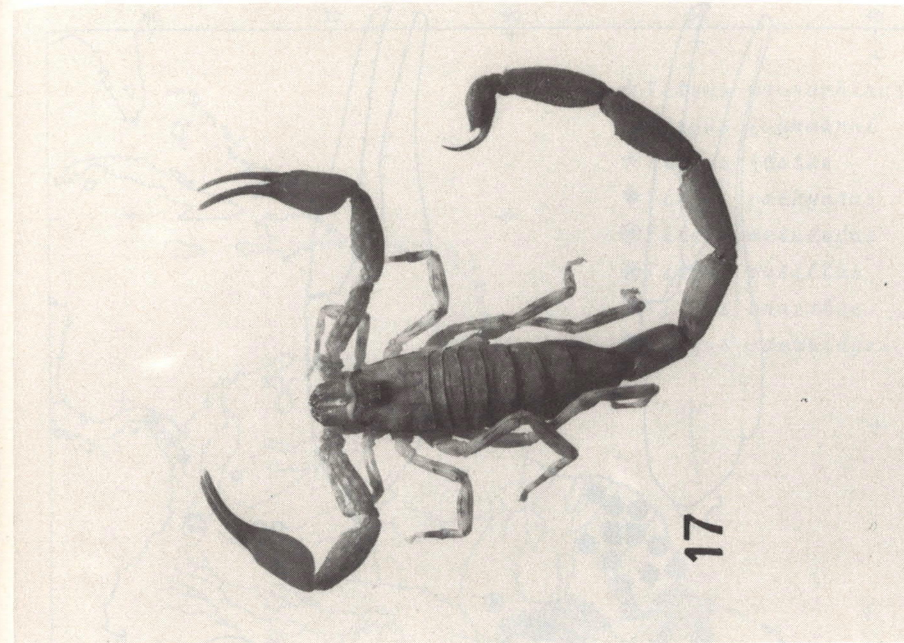


Fig. 17:
Tityus gasci (mâles).
Exemplaire de l'Amazonie péruvienne.

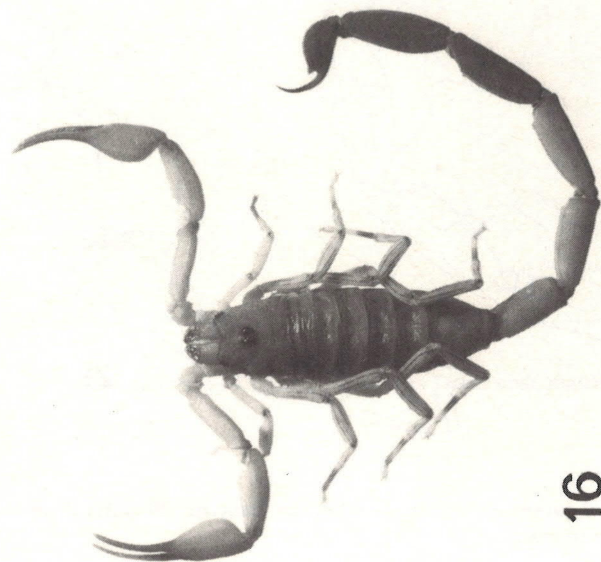
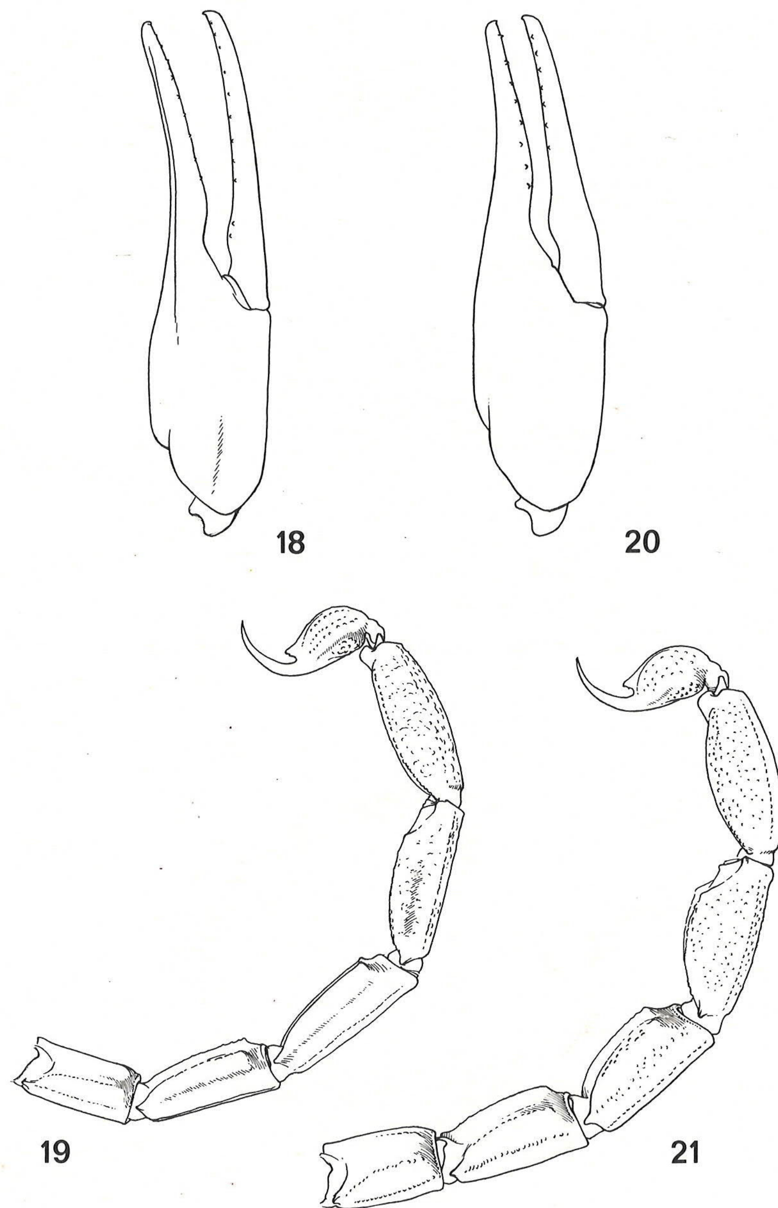


Fig. 16:
Tityus gasci (mâles).
Exemplaire type de la Guyane française.



Figs. 18 à 21:
Tityus gasci. **18** et **19:** Pince et queue; exemplaire de la Guyane française. **20** et **21:** Pince et queue; exemplaire de l'Amazonie péruvienne.

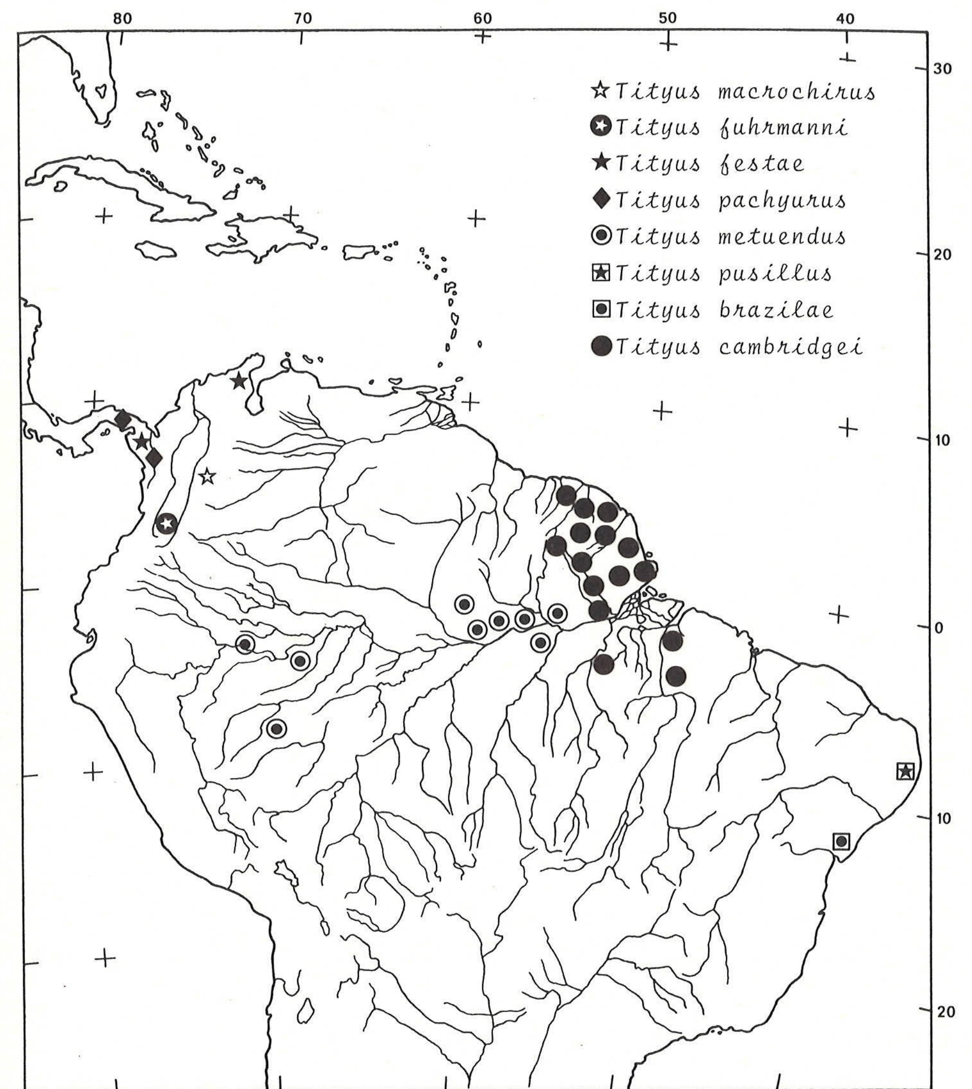


Fig. 22:
Distribution des espèces du groupe *Tityus forcipula.* Les *Tityus* endémiques de la forêt atlantique.

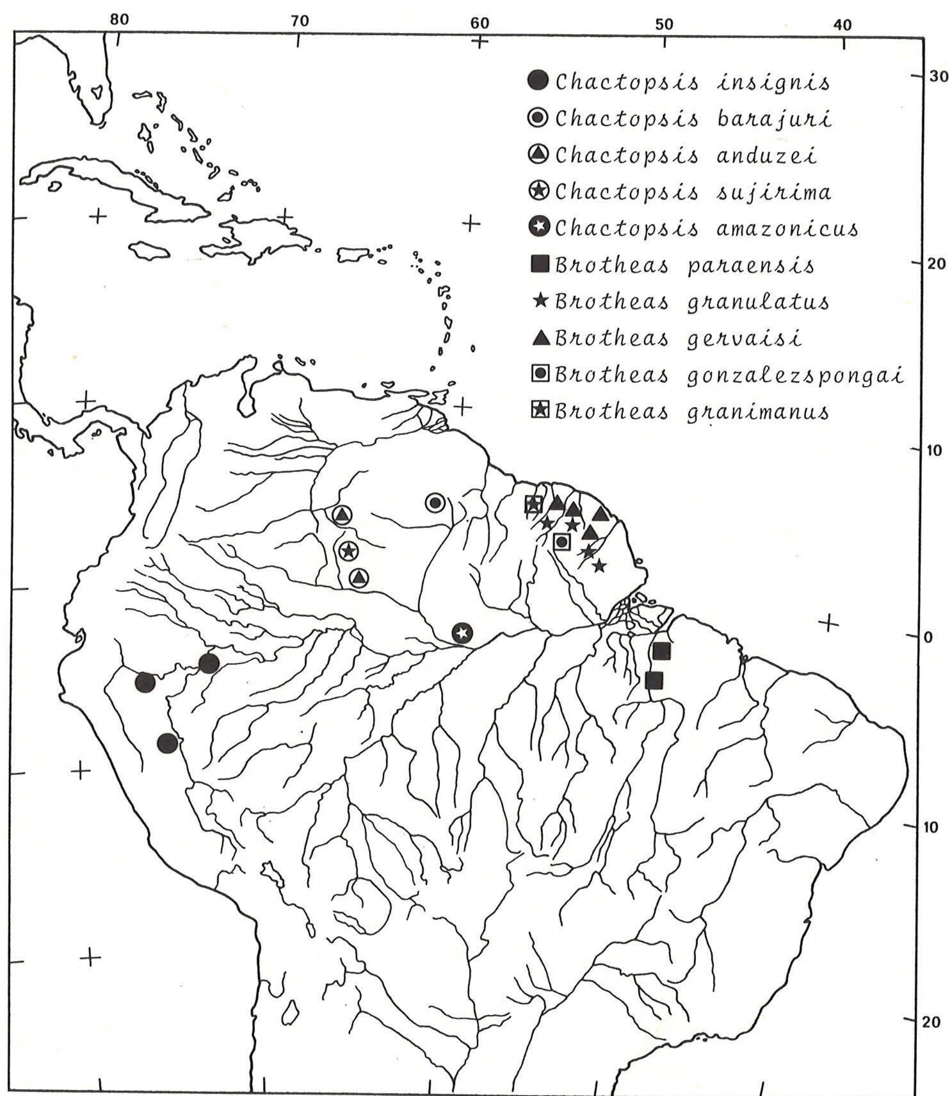


Fig. 23:
Distribution des espèces des genres *Chactopsis* et *Brotheas.*

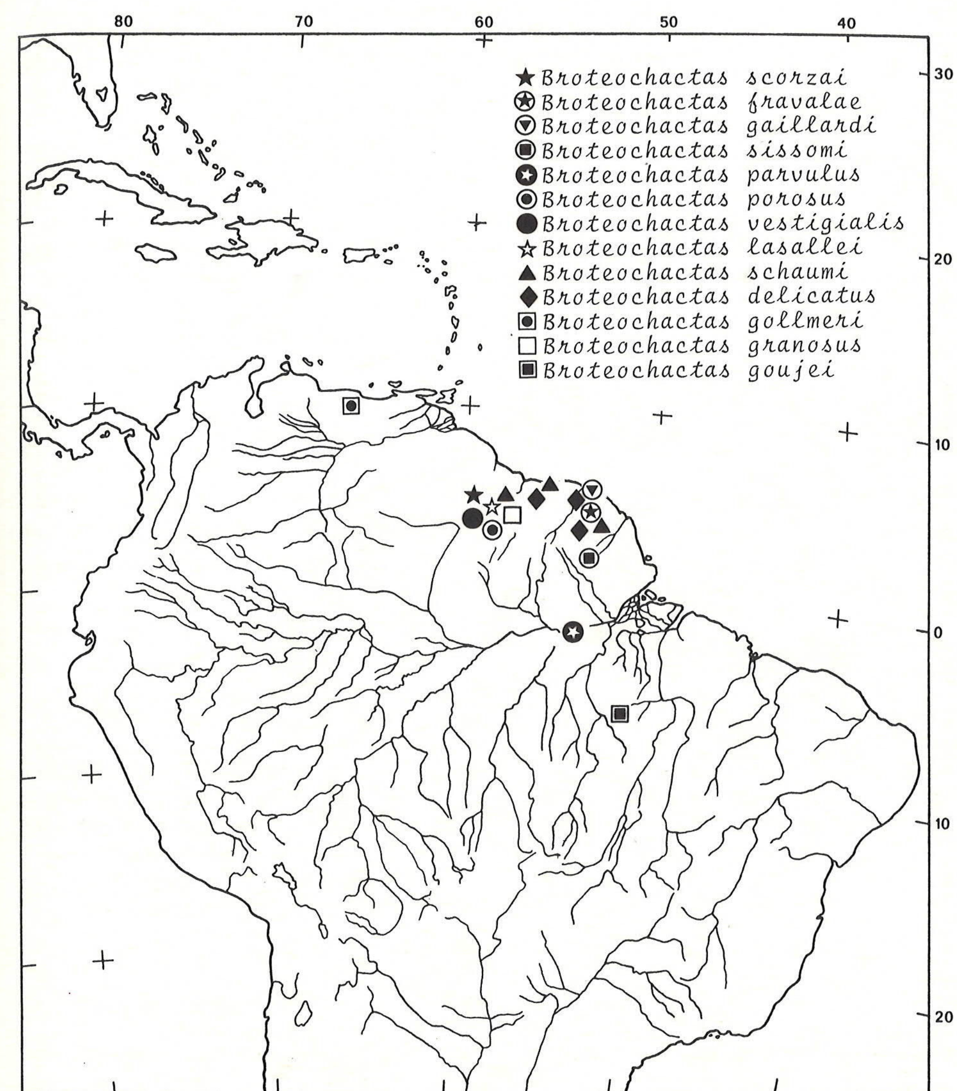


Fig. 24:
Distribution des espèces du genre *Broteochactas.*

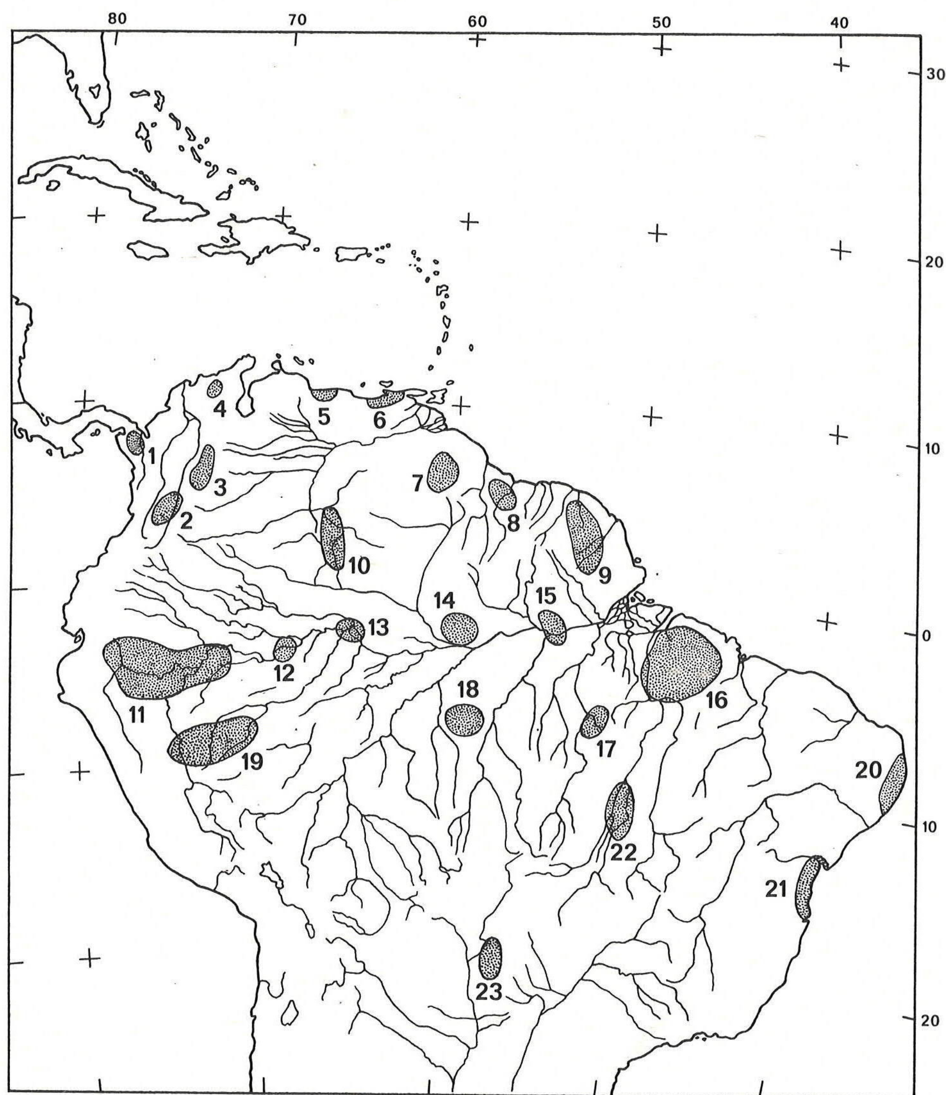


Fig. 25:
Refuges forestiers considérés dans le présent travail.
1: PANAMA-DARIEN. 2: MAGDALENA. 3: NECHI. 4: SANTA MARTA. 5: RANCHO GRANDE. 6: PARIA. 7: IMATACA. 8: W-GUIANA. 9: E-GUIANA. 10: IMERI. 11: NAPO. 12: SÃO PAULO DE OLIVENÇA. 13: TEFE. 14: MANAUS. 15: TROMBETAS. 16: BELEM. 17: TAPAJOS. 18: ARIPUANA. 19: E-PERU-ACRE. 20: PERNAMBUCO. 21: BAHIA. 22: ARAGUAIA. 23: GUAPORE.